8月 August
2019, 62(8): 921－929
昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA
http://www.insect.org.cn
doi: 10.16380/j.kcxb.2019.08.004

饵料蛋白质水平对德国小蠊营养效应及氮代谢的影响

张碧尧[1], 王亚茹[1], 范競文[1], 邓　惠[2], 王国红[1,*]

(1. 福建师范大学生命科学学院, 福州 350117; 2. 广东省疾病预防控制中心, 广州 511430)

摘要:【目的】本研究旨在探究饵料蛋白质水平对德国小蠊 *Blattella germanica* 营养利用及氮代谢的影响,为蟑螂毒饵的研发提供新思路。【方法】采用标准重量分析法评估了取食4种不同蛋白质水平(5%, 25%, 45%和65%)饵料的德国小蠊雄成虫营养效率指数和氮利用率;利用分光光度法测定了取食不同蛋白水平饵料的德国小蠊雄成虫体内黄嘌呤氧化酶(xanthine oxidase, XOD)、谷草转氨酶(glutamic oxaloacetic transaminase, GOT)、谷丙转氨酶(glutamic pyruvic transaminase, GPT)活性及尿酸含量。【结果】取食65%蛋白质饵料组的德国小蠊雄成虫的相对取食量最高,而取食45%蛋白质饵料组的雄成虫食物利用率、食物转化率及相对生长率均显著高于取食5%和65%蛋白质饵料组的雄成虫。且德国小蠊雄成虫体内氮、粪便氮、氮消耗速率、氮排泄率、氮生成率、氮同化效率、黄嘌呤氧化酶活性和尿酸含量均随饵料蛋白质水平的提高而提高,但65%蛋白质饵料组氮利用率最低,45%蛋白质饵料组谷草转氨酶活性最高,25%和45%蛋白质饵料组谷丙转氨酶活性显著高于5%和65%蛋白质饵料组。【结论】适量蛋白质饵料有利于德国小蠊对食物及氮的利用,而高蛋白质含量条件下德国小蠊谷草转氨酶和谷丙转氨酶活性下降,说明高蛋白不利于德国小蠊利用食物,且增加其代谢负担。

关键词: 德国小蠊; 蛋白质水平; 酶活性; 营养效应; 氮

中图分类号: Q965　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 0454-6296(2019)08-0921-09

Effects of dietary protein level on the nutritional utilization and nitrogen metabolism of *Blattella germanica* (Blattaria: Blattellidae)

ZHANG Bi-Yao[1], WANG Ya-Ru[1], FAN Jing-Wen[1], DENG Hui[2], WANG Guo-Hong[1,*] (1. College of Life Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350117, China; 2. Guangdong Provincial Center for Disease Control and Prevention, Guangzhou 511430, China)

Abstract:【Aim】This study aims to explore the effects of dietary protein level on the nutrient utilization and nitrogen metabolism in *Blattella germanica*, so as to provide new ideas for the development of cockroach bait.【Methods】The nutritional efficiency parameters and nitrogen utilization rate in male adults of *B. germanica* fed on four diets containing different protein levels (5%, 25%, 45% and 65%) were evaluated by using standard gravimetric procedure method. The activities of xanthine oxidase, glutamic oxaloacetic transaminase, glutamic pyruvic transaminase and uric acid in male adults of *B. germanica* fed on the diets containing different protein levels were determined by using spectrophotometric method.【Results】The male adults of *B. germanica* fed on the diet containing 65% protein had the highest relative consumption rate. The efficiency of conversion of ingested food, efficiency of conversion

基金项目: 福建省自然科学基金引导性项目(2015N0027); 福建师范大学教师留学回国科研启动基金(z0210553)
作者简介: 张碧尧, 男, 1992年4月生, 福建厦门人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫生态学, E-mail: 183189349@qq.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: guohongw@fjnu.edu.cn
收稿日期 Received: 2019-04-07; 接受日期 Accepted: 2019-05-24

of digested food and relative growth rate of male adults fed on the diet containing 45% protein were significantly higher than those fed on the diets containing 5% and 65% protein. The nitrogen content, fecel nitrogen content, nitrogen consumption rate, nitrogen excretion rate, nitrogen production rate, nitrogen assimilation efficiency, xanthine oxidase activity and uric acid content in male adults increased with the increase of protein content in diets. However, the male adults fed on the diet containing 65% protein had the lowest nitrogen utilization rate. Besides, the group fed on the diet containing 45% protein had the highest glutamic oxaloacetic transaminase activity. The glutamic pyruvic transaminase activities in male adults fed on the diets containing 25% and 45% protein were significantly higher than those in male adults fed on the diets containing 5% and 65% protein. 【Conclusion】Diets containing moderate protein level are beneficial to the utilization of food and nitrogen in *B. germanica* adults, and under the condition of high protein content the activities of glutamic oxaloacetic transaminase and glutamic pyruvic transaminase decrease, suggesting that high protein level will increase the burden of metabolism of *B. germanica* and is unfavorable to its utilization of food.

Key words: *Blattella germanica*; protein level; enzyme activity; nutritional utilization; nitrogen

氮是影响昆虫营养利用、生长发育、寿命以及种群动态等的重要因素之一(卢毅等, 2014; 栗治等, 2014; 朱敏等, 2015)。昆虫对食物的利用率和消耗率在一定范围内均随着食物氮含量的升高而升高。如亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 幼虫和稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 5 龄幼虫的氮消耗率在一定范围内也随饲料中氮含量的升高而升高(吕仲贤等, 1997; 郭文卿等, 2013),而当饲料中氮含量过高时将降低昆虫的氮利用率,如棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 6 龄幼虫(吴坤君等, 1988)。另有报道证实,在低氮条件下大豆夜蛾 *Pseudoplusia includens* 和亚洲玉米螟幼虫具有更高的氮利用率(Wier and Boethel 1995; 吕仲贤等, 1997)。因此,目前有关昆虫对食物氮利用率与食物中氮含量之间的关系仍存在争论。

德国小蠊 *Blattella germanica*,隶属蜚蠊目(Blattaria)蜚蠊科(Bladerdae)姬蠊亚科(Pseudomopidae)小蠊属 *Blattella*,它所携带的多种病毒、细菌及霉菌等是能够引发人产生哮喘的过敏原(Nasirian *et al.*, 2017)。德国小蠊具有繁殖快、分布广泛和栖息地隐蔽等特点,一直是最难防治的城市害虫之一。近年来,关于德国小蠊的研究主要集中在抗药性及防治方面(蒋洪等, 2009; 周明浩, 2015; 王国红等, 2018),关于饵料蛋白对其营养效应的研究相对较少。一些研究表明,德国小蠊长期适应低氮环境而形成的储氮机制有利于其生存(Cochran, 1985; Mullins *et al.*, 2015)。当氮源充足时,德国小蠊将尿酸储存于尿酸盐细胞中;而当贫氮时,共生菌通过尿酸盐分解对氮进行再利用,为德国小蠊提供足够的氮素营养(González-Domenech *et al.*, 2012; Patiño-Navarrete *et al.*, 2013, 2014)。随着高蛋白食物日渐丰富,餐厨垃圾同样富含高蛋白,导致虫体内氮水平呈现升高趋势,表明德国小蠊氮利用机制与富氮环境不匹配,进而对德国小蠊造成一定的负面影响。当饵料蛋白质过高时导致德国小蠊肠道微生物多样性、交配成功率和繁殖率均降低(Pérezcobas-Cobas *et al.*, 2015; Ko, 2016),但有关其氮营养效应及氮代谢机制尚未明确。

摄入过多蛋白质会增加氨基酸的氧化及代谢,并产生大量氨氮废物,从而对机体造成代谢负担。其中,黄嘌呤氧化酶(xanthine oxidase, XOD)是嘌呤代谢中重要的酶之一,尿酸是嘌呤代谢的最终产物(贾漫丽等, 2018)。谷草转氨酶(glutamic oxaloacetic transaminase, GOT)和谷丙转氨酶(glutamic pyruvic transaminase, GPT)是蛋白质降解为氨基酸的关键酶(姚丽丽等, 2015)。Ko 等(2016a, 2016b)只研究饵料配方对德国小蠊雄成虫抗药性和二次灭杀的影响,以及饮食蛋白对饵料引诱的效果影响;Jensen 等(2016)也只研究杀虫剂抗性及糖抵制行为对雄虫性成熟的影响。关于饵料蛋白水平对雄成虫的营养效应鲜有报道,本文从消化生理和生化的角度研究 4 种不同蛋白质水平饵料对德国小蠊雄成虫的营养效应及其氮代谢特征,研究结果为蟑螂毒饵的研制及无害化防治提供重要的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试虫饲养

德国小蠊由广东省疾病预防控制中心友情赠

送，试验前饲养在 460 mm × 340 mm × 350 mm 塑料盒内，饲养盒内壁涂抹一薄层凡士林和矿物油（1∶2，v/v）混合物防止德国小蠊逃跑。盒中放置鼠粮、花生酱和水作为德国小蠊的食物，两个纸板卷（Wang *et al*., 2004）（图 1）。使用光照培养箱饲养，饲养温度为 24 ~ 26℃，相对湿度（RH）40% ~ 50%，光周期 12L∶12D。

1.2　饵料配制

饵料参考 Hamilton 等（1990）。可消化的碳水化合物为糊精，将除含蛋白质成分外的所有干燥成分与 200 mL 蒸馏水混合加热直至沸腾。待冷却至 50℃ 后加入酪蛋白和酵母（防止蛋白质变性），同时连续搅拌以防止凝结。将饵料倒入培养皿中，室温冷却数小时，后置于 50℃ 烘箱中干燥一周，储存于干燥器中。最终制成不同蛋白质水平（5%，25%，45% 和 65%）的人工饵料。不同蛋白质水平的饵料配方见表 1。



图 1　德国小蠊饲养盒

Fig. 1　Rearing container of *Blattella germanica*

表 1　不同蛋白质水平饵料组成成分干重（g）

Table 1　Dry weight (g) of components of experimental diets with different protein levels

	5% 蛋白质 5% Protein	25% 蛋白质 25% Protein	45% 蛋白质 45% Protein	65% 蛋白质 65% Protein
酵母 Yeast	10	10	10	10
韦氏盐 Salt mixture	4	4	4	4
糊精 Dextrin	85	61	37	13
纤维素 Cellulose	20	20	20	20
酪蛋白 Casein	1	25	49	73
胆固醇 Cholesterol	0.1	0.1	0.1	0.1
总重 Total weight	120.1	120.1	120.1	120.1

酵母中大约含 5% 蛋白质。Yeast contains approximately 5% protein.

1.3　德国小蠊雄成虫营养指标测定

由于本实验处理时间长，雌虫在无雄虫时，容易产生不受精卵荚（冯平章等，1997），难以保证样本一致性，因此选择雄虫作为研究对象以排除潜在的性别差异。将刚羽化的德国小蠊雄成虫单独饲养于试验盒中（直径 × 高 = 50 mm × 250 mm），分别饲喂蛋白质含量为 5%，25%，45% 和 65% 的饲料连续饲喂 21 d 后饥饿 24 h。称量饲喂前饵料重量，饲喂前和饲喂后雄成虫鲜重。将雄虫、雄虫粪便和剩余饵料放入烘箱，60℃ 烘干至恒重，每个处理重复 8 次。

不同蛋白质组间雄成虫干重参照 Montandon 等（1987）的方法测定，依照下列公式计算各营养指标（郭文卿等，2013）：

相对生长率（relative growth rate，RGR）= $G/(B \times T)$；

相对取食量（relative consumption rate，RCR）= $I/(B \times T)$；

食物利用率（efficiency of conversion of ingested food，ECI）= $G/I \times 100\%$；

食物转化率（efficiency of conversion of digested food，ECD）= $G/(I - F) \times 100\%$；

近似消化率（approximate digestibility，AD）= $(I - F)/I \times 100\%$。

WG 为增重率（%），*WG*（%）=（饲喂前鲜重 − 饲喂后鲜重）/ 饲喂前鲜重 × 100%。

公式中：G 为虫体增重，G = 饲喂后干重 − 饲喂前干重；B 为试验期间的平均体重，B =（饲喂前干重 + 饲喂后干重）/2；I 为取食量，I = 饲喂前食物干重 − 饲喂后食物干重；F 为粪便干重；T 为实验天数。

1.4　德国小蠊对饵料中氮的消耗和利用

将饲喂后的雄虫及其粪便，在 60℃ 下烘干至恒

重,研粉通过 10 目筛。氮含量采用碳氮元素分析仪测定,每个处理重复 4 次。不同蛋白质组间雄成虫干重参照 Montandon 等(1987)的方法测定,依照下列公式计算氮吸收和利用率(龚佩瑜和李秀珍,1992):

氮同化效率(nitrogen assimilation efficiency, A/C)=(摄入的氮 - 排出的氮)/摄入的氮 ×100%;

氮消耗速率(nitrogen consumption rate, NCR)=摄入的氮/平均干重/天数;

氮排泄速率(nitrogen excretion rate, NER)=粪便的氮/平均干重/天数;

氮生成速率(nitrogen production rate, NPR)=增加的氮/平均干重/天数;

氮利用率(nitrogen utilization rate, NUR)=氮生成速率/氮消耗速率 ×100%。

1.5 酶分析样品制备

将取食 21 d 不同蛋白质水平饲料的德国小蠊雄成虫饥饿 24 h 后,除去翅、足和头部后称重,将雄成虫单头整虫按质量(g)与提取液(mL)为 1∶10 的比例冰浴匀浆,8 000 g 4℃离心 10 min,取上清液待测;血淋巴采用撕裂法收集(Haine *et al*., 2007),每个处理重复 5 次。

1.6 取食不同蛋白质水平饲料对德国小蠊雄成虫尿酸生成及转氨酶的影响

XOD, GOT 和 GPT 活性采用苏州科铭生物技术有限公司生产的试剂盒(编号分别为 XOD-2-Y, GOT-2-Y 和 GPT-2-Y)测定;尿酸含量测定采用南京建成生物工程研究所生产试剂盒(编号 C012-2)进行测定。

1.7 数据分析

利用 Microsoft Excel 记录和整理数据,采用 SPSS22.0 进行单因素方差(ANOVA)分析来比较不同处理间的差异显著性,并用 Duncan 氏复极差法进行多重比较,$P<0.05$ 表示差异显著。

2 结果

2.1 取食不同蛋白质水平饲料的德国小蠊雄成虫的营养效应

测定 5% 蛋白质饲料组雄成虫干重和鲜重的关系为:$W_d=0.6345\times W_F^{0.7935}$, $R^2=0.9979$; 25% 蛋白质饲料组为 $W_d=1.7379\times W_F^{0.5558}$, $R^2=0.9724$; 45% 为 $W_d=1.2484\times W_F^{0.6734}$, $R^2=0.9839$; 65% 为 $W_d=2.3822\times W_F^{0.5004}$, $R^2=0.9932$。由表 2 可知,不同蛋白质饲料组德国小蠊雄成虫的营养效应差异显著($P<0.05$),不同蛋白质水平饲料组间近似消化率无显著差异($P>0.05$)。65% 蛋白质饲料组雄成虫的相对取食量显著高于其他组,但食物转化率、食物利用率和相对生长率显著低于含 45% 蛋白质饲料组($P<0.05$),与其他两组无差异。45% 蛋白质饲料组相对生长率、食物转化率和食物利用率均最高,显著高于其他各组($P<0.05$)。但相对取食量低于 65% 蛋白质饲料组,同其他两组无显著差异。5% 和 25% 蛋白质饲料组的相对取食量、食物利用率、食物转化率和相对生长率 4 个指标没有显著差异($P>0.05$)。

表 2 取食不同蛋白质水平饲料的德国小蠊雄成虫营养效应指标

Table 2 Nutritional utilization parameters of male adults of *Blattella germanica* fed on the diets containing different protein levels

蛋白质水平 Protein level	RCR (mg/mg·d)	RGR (mg/mg·d)	ECI (%)	ECD (%)	AD (%)
5%	0.13 ±0.0037 b	0.0045 ±0.00058 b	3.00 ±0.29 b	3.30 ±0.34 b	92.80 ±0.88 a
25%	0.11 ±0.0070 b	0.0041 ±0.00064 b	3.23 ±0.42 b	3.62 ±0.47 b	89.60 ±1.59 a
45%	0.10 ±0.0037 b	0.0070 ±0.00079 a	6.89 ±0.76 a	7.45 ±0.57 a	89.54 ±1.59 a
65%	0. 15 ±0.012 a	0.0036 ±0.00030 b	3.02 ±0.39 b	2.92 ±0.47 b	90.09 ±1.64 a

RCR: 相对取食量 Relative consumption rate; RGR: 相对生长率 Relative growth rate; ECI: 食物利用率 Efficiency of conversion of ingested food; ECD: 食物转化率 Efficiency of conversion of digested food; AD: 近似消化率 Approximate digestibility. 同列数据后不同小写字母表示不同蛋白组间存在显著差异(Duncan 氏复极差法, $P<0.05$);表 3 和 4 同。Different lowercase letters following the data in a column indicate significant difference between different protein groups (Duncan's multiple range test, $P<0.05$). The same for Tables 3 and 4.

2.2 德国小蠊雄成虫对不同蛋白质水平饲料中氮的吸收利用情况

在不同蛋白质水平下,德国小蠊雄成虫体内含氮量、粪便含氮量、氮消耗速率、氮排泄速率、氮生成速率以及氮同化效率值均与饲料中蛋白质水平成正相关(表 3 和 4)。65% 蛋白质饲料组虫体氮含量、粪便氮含量、氮消耗速率、氮排泄速率显著高于 5%, 25% 和 45% 蛋白质饲料组($P<0.05$)。45%

和 65% 蛋白质饲料组氮生成速率最高，显著高于 5% 和 25% 蛋白质饲料组（$P < 0.05$），5% 蛋白质饲料组氮生成速率最低，45% 和 65% 蛋白质饲料组间差异不显著。65% 蛋白质饲料组氮同化效率最高，显著高于 5%，45% 和 65% 蛋白质饲料组（$P < 0.05$），5% 蛋白质饲料组氮同化效率最低，25% 和 45% 蛋白质饲料组间差异不显著。65% 蛋白质饲料组的氮利用率显著低于 5%，25% 和 45% 蛋白质饲料组（$P < 0.05$），且 3 组间差异不显著。

表 3　取食不同蛋白质水平饲料后德国小蠊雄成虫体内氮含量及粪便氮含量

Table 3　Nitrogen content and fecal nitrogen content in adult male *Blattella germanica* fed on the diets containing different protein levels

蛋白质水平 Protein level	饲料含氮量(mg) Nitrogen content in the diet	虫体含氮量(mg) Insect nitrogen content	粪便含氮量(mg) Fecal nitrogen content
5%	1.08 ±0.01 d	18.10 ±0.43 d	2.90 ±0.04 d
25%	3.67 ±0.03 c	22.53 ±1.01 c	4.49 ±0.19 c
45%	6.60 ±0.04 b	25.67 ±1.98 b	5.69 ±0.47 b
65%	9.39 ±0.18 a	29.43 ±2.47 a	6.82 ±0.37 a

表 4　德国小蠊雄成虫对不同蛋白质水平饲料中氮的消耗及利用

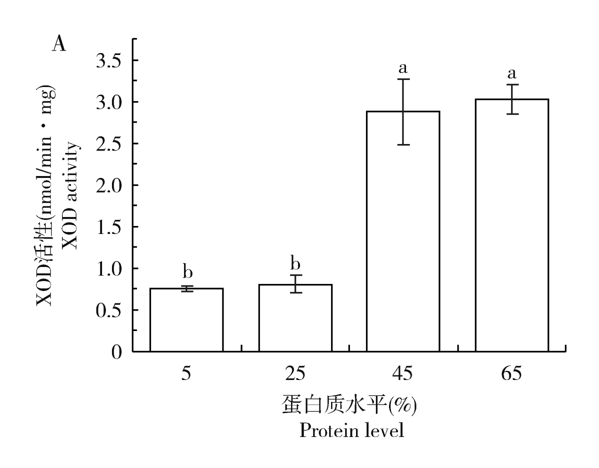
Table 4　Nitrogen consumption and utilization in diets containing different protein levels by adult male *Blattella germanica*

蛋白质水平 Protein level	NCR (mg/mg · d)	NER (mg/mg · d)	NPR (mg/mg · d)	A/C (%)	NUR (%)
5%	0.0015 ±0.00002 d	0.0003 ±0.00001 d	0.0016 ±0.00023 c	78.58 ±0.24 c	92.89 ±4.82 a
25%	0.0045 ±0.00003 c	0.0005 ±0.00003 c	0.0046 ±0.00052 b	88.34 ±0.70 b	92.11 ±5.78 a
45%	0.0076 ±0.00005 b	0.0006 ±0.00005 b	0.0072 ±0.0010 a	91.60 ±0.72 b	82.86 ±7.00 a
65%	0.0140 ±0.00053 a	0.0009 ±0.00005 a	0.0085 ±0.0012 a	93.43 ±0.29 a	58.03 ±9.49 b

NCR：氮消耗速率 Nitrogen consumption rate；NER：氮排泄速率 Nitrogen excretion rate；NPR：氮生成速率 Nitrogen production rate；A/C：氮同化效率 Nitrogen assimilation efficiency；NUR：氮利用率 Nitrogen utilization rate.

2.3　不同蛋白质水平饲料对德国小蠊雄成虫尿酸生成的影响

不同蛋白质水平饲料饲喂的德国小蠊雄成虫体内 XOD 活性差异显著（$P < 0.05$）（图 2）。XOD 活性与饲料中蛋白质水平成正相关，其中 45% 和 65% 蛋白质饲料组 XOD 活性显著高于 5% 和 25% 蛋白质饲料组（$P < 0.05$）。体内尿酸含量与 XOD 活性变化趋势大致相似，65% 蛋白质饲料组尿酸含量显著高于 5%，25% 和 45% 蛋白质饲料组（$P < 0.05$），其中 45% 和 25% 蛋白质饲料组间差异不显著（$P > 0.05$）。



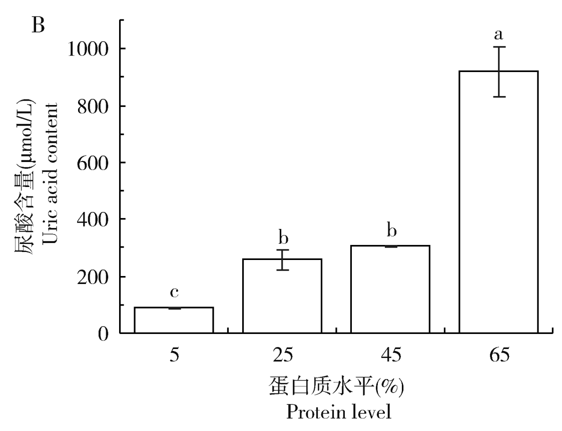


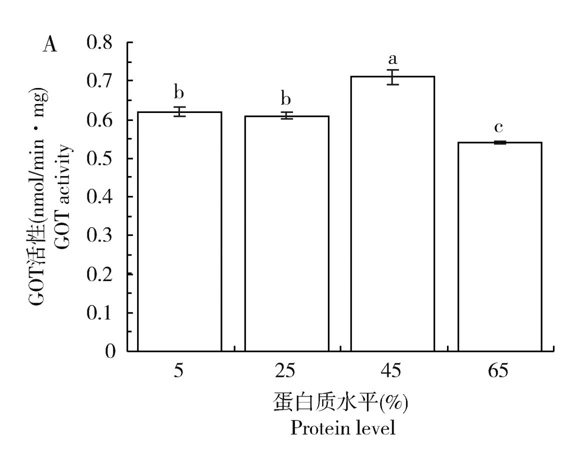
图 2　不同蛋白质水平饲料对德国小蠊雄成虫尿酸生成影响

Fig. 2　Effect of different protein levels in diets on the production of uric acid in adult male *Blattella germanica*

A：黄嘌呤氧化酶（XOD）活性 Xanthine oxidase (XOD) activity；B：尿酸含量 Uric acid content. 柱上不同小写字母表示不同组间存在显著差异（Duncan 氏检验，$P < 0.05$），图 3 同。Different lowercase letters above bars indicate significant differences between different groups (Duncan's test, $P < 0.05$). The same for Fig. 3.

2.4　取食不同蛋白质水平饵料对德国小蠊雄成虫转氨酶活性的影响

不同蛋白质水平饵料饲喂的德国小蠊雄成虫体内转氨酶活性差异显著($P<0.05$)(图 3)。随着饵料中蛋白质含量增加,GOT 活性呈现先升高后降低的趋势,45% 蛋白质饵料组 GOT 活性显著高于 5%, 25% 和 65% 蛋白质饵料组($P<0.05$),其中 65% 蛋白质饵料组 GOT 活性最低。GPT 活性呈现先升高后降低的趋势,25% 和 45% 蛋白质饵料组显著高于 5% 和 65% 蛋白质饵料组($P<0.05$)。5% 和 65% 两组间无显著差异($P>0.05$)。



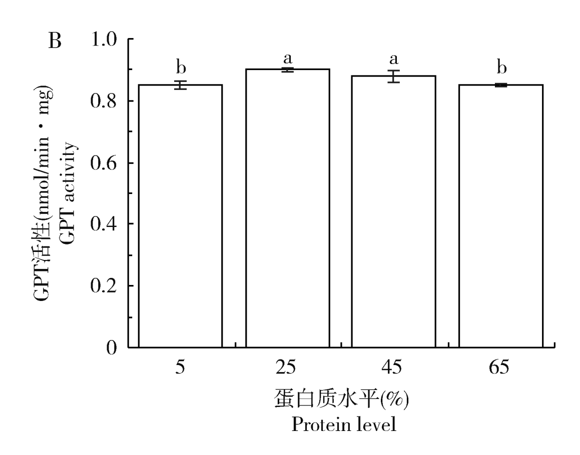


图 3　不同蛋白质水平饵料对德国小蠊雄成虫转氨酶活性的影响

Fig. 3　Effects of different protein levels in diets on the transaminase activity of adult male *Blattella germanica*

A: 谷草转氨酶(GOT)活性 Glutamic oxaloacetic transaminase (GOT) activity; B: 谷丙转氨酶(GPT)活性 Glutamic pyruvic transaminase (GPT) activity.

3　讨论

3.1　饵料中蛋白质水平对德国小蠊雄成虫营养效应的影响

饵料蛋白质水平是影响昆虫生长发育、繁殖和寿命的关键因素。饵料中蛋白质含量的增加会促进昆虫的生长发育和延长寿命,但是过高的蛋白质水平反而会带来代谢负担。德国小蠊相对生长率、食物利用率和食物转化率均受饵料蛋白质水平的显著影响。随着饵料蛋白质水平的增加,以上指标均在 45% 蛋白质饵料组达到最大值,而后均呈下降趋势。这表明饵料中过高的蛋白质无法被完全利用于德国小蠊的生长。类似的现象在稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis*(郭文卿等, 2013)、森林天幕毛虫 *Malacosoma disstria* (Despland and Nosewprthy, 2006; Colasurdo *et al*., 2007)中均有报道。可能原因是:一方面饵料是等能的,由于 65% 蛋白质饵料组中的非蛋白能较少,而蛋白质作为能源被消耗,在分解过程产生大量的氨氮代谢产物,加重虫体的代谢负担(Schroeder, 1986);另一方面蛋白质分解过程产生过多的尿酸对虫体产生毒害作用(Cochran, 1985)。Jones 和 Raubenheimer(2001)研究表明常量营养素摄入量是为了满足自身营养平衡的需求。在本实验中 65% 蛋白质饵料组德国小蠊的相对取食量最高,可能是由于摄入高蛋白饵料时需要摄入更多饵料以满足虫体对碳水化合物的需求。因此,在一定范围内随着蛋白质的增加,能够促进德国小蠊的生长,提高饵料利用率。但是当蛋白质过量时会降低饵料的利用率。此外,由于本研究主要从蛋白质对德国小蠊营养效应及氮代谢影响的角度出发,随着饵料中蛋白质含量的升高,其碳水化合物的含量降低,碳水化合物对德国小蠊雄成虫营养效应可能也会有影响,我们将在后续工作中进一步加强这方面的研究,我们将进一步探讨碳氮比(C/N)对德国小蠊营养效应的影响。

3.2　不同蛋白质水平饵料对德国小蠊雄成虫氮吸收和利用的影响

氮对昆虫生长发育极为重要,摄入氮含量不足时昆虫生长发育缓慢,而摄入过量时则会破坏虫体内平衡,增加代谢负担(吕仲贤等, 1997)。本研究结果表明德国小蠊雄成虫含氮量、粪便含氮量、氮消耗速率、氮排泄速率、氮生成速率和氮同化效率均与饵料中蛋白质水平成正相关,即 65% 蛋白质饵料组德国小蠊雄成虫氮含量、粪便氮含量、氮消耗速率、氮排泄速率、氮生成速率和氮同化效率均显著高于

5%，25% 和 45% 蛋白质饵料组。但是,65% 蛋白质饵料组对饵料中德国小蠊雄成虫氮利用率最低,表明德国小蠊不能完全有效利用含 65% 蛋白质饵料中的氮。吕仲贤等(1997)研究表明,亚洲玉米螟 3 龄若虫的氮消耗速率、氮排泄速率和氮生成速率以及氮同化效率均随着饵料中氮含量(一定范围内)的增加而增加,而氮利用率却随着饵料中氮含量的增加而下降,与本研究结果相似。在植食性昆虫中,食物中蛋白质含量过高不会导致虫体内氮水平显著增加,过量的氮通过粪便排泄出体外,导致氮利用率降低。在高蛋白饲料条件下,德国小蠊氮利用率也会降低(Raubenheimer and Jones, 2006)。然而,德国小蠊体内氮含量与所摄取蛋白质的量呈正相关,德国小蠊会将过多的氮以尿酸盐形式存储在脂肪体的尿酸盐细胞中;当氮缺乏时德国小蠊与内共生菌协作将尿酸盐分解对氮进行再利用,为德国小蠊提供足够的氮素营养(Patiño-Navarrete *et al*., 2013, 2014; Mullins, 2015)。德国小蠊特殊的氮利用机制使其对蛋白质具有较高耐受性。

3.3 饵料中蛋白质水平对德国小蠊雄成虫尿酸生成的影响

摄入过多蛋白质导致昆虫体内产生过量氮,形成大量嘌呤。嘌呤代谢的最终产物是尿酸,XOD 在氮代谢过程中起着至关重要的作用(贾漫丽等, 2018)。理论上,高水平蛋白饵料组的蛋白能较多,德国小蠊需要分解过多蛋白质以提供能量,从而导致氮代谢旺盛,XOD 活性和尿酸含量显著增高。本研究表明随着饵料中蛋白质水平的升高德国小蠊体内 XOD 活性呈上升趋势。65% 蛋白质饵料组的 XOD 活性最高,但与 45% 蛋白质饵料组并无显著差异(图 2)。德国小蠊血淋巴中尿酸含量随着 XOD 活性的增加而增加,Kells 等(1999)发现德国小蠊若虫体内尿酸含量随饮食蛋白质含量的百分比呈线性增加。虽然 45% 蛋白质饵料组具有较高的 XOD 活性,但是 45% 蛋白质饵料组德国小蠊血淋巴中尿酸含量却较低,可能是由于 45% 蛋白质饵料组可将尿酸转化为尿酸盐贮存在脂肪体中,从而降低血淋巴中尿酸含量。而 65% 蛋白质饵料组的脂肪体贮氮机制具有一定限度,无法贮存过量尿酸盐,导致过多尿酸排到血淋巴中,从而增加德国小蠊代谢负担,此结果与 Mullins 和 Cochran(1974)的一致。

3.4 饵料中蛋白质水平对德国小蠊雄成虫转氨酶的影响

在氨基酸的转化中 GOT 和 GPT 是重要的转氨酶(姚丽丽等, 2015),前者催化 α-酮戊二酸和天门冬氨酸转氨基生成谷氨酸和草酰乙酸,后者催化丙氨酸和 α-酮戊二酸转氨基生成丙酮酸和谷氨酸。本研究表明,随着饵料中蛋白质含量的增加,德国小蠊雄成虫 GOT 和 GPT 活性呈先升高后降低的趋势(图 3),这与 Cheng 等(2010)的结论一致。而 Melo 等(2006)研究表明转氨酶活性随着饲料蛋白含量的升高而增加,而无降低趋势的原因可能是因为不同物种转氨酶活性存在差异。在本研究中,德国小蠊雄成虫 GPT 活性始终高于 GOT,这在黑腹果蝇、红蝽 *Pyrrhocoris apterus* 和小圆皮蠹 *Anthrenus verbasci* 均有类似的结果(Nohel and Sláma, 1972)。45% 蛋白质饵料组德国小蠊雄成虫的 GOT 和 GPT 活性、相对生长率最高,表明 45% 蛋白质饵料组虫体内蛋白质不管合成还是分解都显著高于其余蛋白质组。65% 蛋白质饵料组的蛋白能较多,德国小蠊需要分解过多蛋白质以提供能量,导致氮代谢旺盛,此时 GPT 和 GOT 活性理应升高。但是,本研究结果则表明 65% 蛋白质饵料组的 GOT 和 GPT 有降低趋势(图 3),猜测是由于小肠绒毛上转运氨基酸载体数目有限或饲料氨基酸吸收时间的跨度所致(Stefan, 2008)。

综上所述,适量蛋白质饮食有利于德国小蠊对食物及氮的利用,然而过高的高蛋白质摄入反而会增加德国小蠊对氮的代谢负担,并对其生长发育造成负面影响。现今高蛋白饮食的普遍存在,而德国小蠊对高蛋白具有一定耐受力,因此德国小蠊的危害仍会持续。饵料中蛋白质含量过高导致德国小蠊成虫和若虫寿命显著缩短(未发表),繁殖力和交配能力均下降(Ko, 2016),其他昆虫中也有相同的现象(Pirk, 2010; Kay, 2010; Kristensen, 2011; Rho and Lee, 2016)。因此本研究的结果可为蟑螂毒饵的研发提供理论依据,能否达到毒饵的应用标准还需进一步探讨。

参考文献(References)

Cheng ZY, Qing HA, Mai KS, Wei X, Hong MM, Yan L, Zhang JM, 2010. Effects of dietary canola meal on growth performance, digestion and metabolism of Japanese seabass, *Lateolabrax japonicus*. *Aquaculture*, 305(1–4): 102–108.

Cochran DG, 1985. Nitrogen excretion in cockroaches. *Annu. Rev. Entomol*., 30: 29–49.

Colasurdo N, Dussutour A, Despland E, 2007. Do food protein and carbohydrate content influence the pattern of feeding and the tendency to explore of forest tent caterpillars? *J. Insect Physiol*., 53

(11): 1160 – 1168.

Despland E, Nosewprthy M, 2006. How well do specialist feeders regulate nutrient intake? Evidence from a gregarious tree-feeding caterpillar. *J. Exp. Biol.*, 209(7): 1301 – 1309.

Feng PZ, Guo YY, Wu FZ, 1997. Chinese Cockroach Species and Prevention. China Science and Technology Press, Beijing. [冯平章, 郭予元, 吴福桢, 1997. 中国蟑螂种类及防治. 北京: 中国科学技术出版社]

Gong PY, Li XZ, 1992. Effects of dietary nitrogen on development and fecundity of the cotton bollworm, *Heliothis armigera* (Hübner). *Acta Entomol. Sin.*, 35(1): 40 – 46. [龚佩瑜, 李秀珍, 1992. 饲料含氮量对棉铃虫发育和繁殖的影响. 昆虫学报, 35(1): 40 – 46]

Gonzúlez-Domenech CM, Belda E, Patiño-Navarrete R, Moya A, Peretó J, Latorre A, 2012. Metabolic stasis in an ancient symbiosis: genome-scale metabolic networks from two *Blattabacterium cuenoti* strains, primary endosymbionts of cockroaches. *BMC Microbiol.*, 12 (Suppl. 1): S5.

Guo WQ, Yang YJ, Xu J, Xu HX, Zheng XS, Lv ZX, 2013. Nutritional consumption and utilization by *Cnaphalocrocis medinalis* larvae of artificial diets with different nitrogen or sugar contents. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 50(3): 629 – 634. [郭文卿, 杨亚军, 徐健, 徐红星, 郑许松, 吕仲贤, 2013. 稻纵卷叶螟幼虫对不同氮、糖含量人工饲料的营养消耗和利用. 应用昆虫学报, 50 (3): 629 – 634]

Haine ER, Rolff J, Siva-Jothy MT, 2007. Functional consequences of blood clotting in insects. *Dev. Comp. Immunol.*, 31(5): 456 – 464.

Hamilton RL, Cooper RA, Schal C, 1990. The influence of nymphal and adult dietary protein on food intake and reproduction in female brown-banded cockroaches. *Entomol. Exp. Appl.*, 55(1): 23 – 31.

Jensen K, Ko AE, Schal C, Silverman J, 2016. Insecticide resistance and nutrition interactively shape life-history parameters in German cockroaches. *Sci. Rep.*, 6(1): 28731.

Jia ML, Li N, Xie Y, Huang L, Yang GM, Li JS, 2018. Effects of adding melamine to mulberry leaves on the growth and digestive metabolism of silkworms. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 55(2): 243 – 250. [贾漫丽, 李娜, 谢岩, 黄露, 杨贵明, 李季生, 2018. 桑叶中添加三聚氰胺对家蚕生长及代谢的影响. 应用昆虫学报, 55(2): 243 – 250]

Jiang H, Hu YY, Jiang MS, 2009. Advances in research on feeding behavior and cockroach bait. *Chin. J. Hyg. Insectic. Equip.*, 15 (4): 322 – 327. [蒋洪, 胡远扬, 蒋明森, 2009. 蟑螂取食行为及灭蟑饵剂研究进展. 中华卫生杀虫药械, 15(4): 322 – 327]

Jones SA, Raubenheimer D, 2001. Nutritional regulation in nymphs of the German cockroach, *Blattella germanica*. *J. Insect Physiol.*, 47 (10): 1169 – 1180.

Kay AD, Taylor Z, Heinen JL, Marsh TC, Holway DA, 2010. Nutrition and interference competition have interactive effects on the behavior and performance of Argentine ants. *Ecology*, 91(1): 57 – 64.

Kells SA, Vogt JT, Appel AG, Bennett GW, 1999. Estimating nutritional status of German cockroaches, *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae), in the field. *J. Insect Physiol.*, 45 (8): 709 – 717.

Ko AE, 2016. The Impacts of Diet and Insecticide Resistance on German Cockroach Foraging Behavior, Mating Success, and Bait Performance (*Blattella germanica*). PhD Dissertation, North Carolina State University, North Carolina.

Ko AE, Bieman DN, Schal C, Silverman J, 2016a. Insecticide resistance and diminished secondary kill performance of bait formulations against German cockroaches (Dictyoptera: Blattellidae). *Pest Manag. Sci.*, 72(9): 1778 – 1784.

Ko AE, Schal C, Silverman J, 2016b. Diet quality affects bait performance in German cockroaches (Dictyoptera: Blattellidae). *Pest Manag. Sci.*, 72(10): 1826 – 1836.

Kristensen TN, Overgaard J, Loeschcke V, Mayntz D, 2011. Dietary protein content affects evolution for body size, body fat and viability in *Drosophila melanogaster*. *Biol. Lett.*, 7(2): 269 – 272.

Li Z, Liu XX, Zhang QW, 2014. Effect of nitrogen fertilizer on the development and fecundity of *Schizaphis graminum* (Rondani). *Chin. J. Appl. Entomol.*, 51(2): 353 – 359. [栗治, 刘小侠, 张青文, 2014. 不同氮水平对麦二叉蚜生长发育和繁殖的影响. 应用昆虫学报, 51(2): 353 – 359]

Lu Y, Li BP, Meng L, 2014. Effects of nitrogen fertilization on food utilization and developmental parameters in *Spodoptera litura* Fab. (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Nanjing Agric. Univ.*, 37(3): 72 – 76. [卢毅, 李保平, 孟玲, 2014. 氮肥对斜纹夜蛾食物利用及生长发育特征的影响. 南京农业大学学报, 37(3): 72 – 76]

Lv ZX, Hu C, Yang ZF, 1997. Absorption and utilization of nitrogen and sugar in diet by the Asian corn borer *Ostrinia furnacalis* larvae. *Acta Entomol. Sin.*, 40(2): 151 – 157. [吕仲贤, 胡萃, 杨樟法, 1997. 亚洲玉米螟幼虫对氮、糖的吸收和利用. 昆虫学报, 40 (2): 151 – 157]

Melo JFB, Lundstedt LM, Metón I, Baanante IV, Moraes G, 2006. Effects of dietary levels of protein on nitrogenous metabolism of *Rhamdia quelen* (Teleostei: Pimelodidae). *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.*, 145(2): 181 – 187.

Montandon R, Stipanovic RD, Williams HJ, Sterling WL, Vinson SB, 1987. Nutritional indices and excretion of gossypol by *Alabama argillacea* (Hübner) and *Heliothis virescens* (F.) (Lepidoptera: Noctuidae) fed glanded and glandless cotyledonary cotton leaves. *J. Econ. Entomol.*, 80(1): 32 – 36.

Mullins DE, 2015. Physiology of environmental adaptations and resource acquisition in cockroaches. *Annu. Rev. Entomol.*, 60: 473 – 492.

Mullins DE, Cochran DG, 1974. Nitrogen metabolism in the American cockroach: an examination of whole body and fat body regulation of cations in response to nitrogen balance. *J. Exp. Biol.*, 61(3): 557 – 570.

Nasirian H, 2017. Contamination of cockroaches (Insecta: Blattaria) to medically fungi: a systematic review and meta-analysis. *J. Med. Mycol.*, 27(4): 427 – 448.

Nohel P, Slúma K, 1972. Effect of a juvenile hormone analogue on glutamate-pyruvate transaminase activity in the bug *Pyrrhocoris apterus*. *Insect Biochem.*, 2(5): 58 – 66.

Patiño-Navarrete R, Moya A, Latorre A, Peretó J, 2013. Comparative genomics of *Blattabacterium cuenoti*: the frozen legacy of an ancient endosymbiont genome. *Genome Biol. Evol.*, 5(2): 351-361.

Patiño-Navarrete R, Piulachs MD, Belles X, Moya A, Latorre A, Peretó J, 2014. The cockroach *Blattella germanica* obtains nitrogen from uric acid through a metabolic pathway shared with its bacterial endosymbiont. *Biol. Lett.*, 10(7): 384-396.

Pérezcobas-Cobas AE, Maiques E, Angelova A, Carrasco P, Moya A, Latorre A, 2015. Diet shapes the gut microbiota of the omnivorous cockroach *Blattella germanica*. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 91(4): fiv022.

Pirk CWW, Boodhoo C, Human H, Nicolson WS, 2010. The importance of protein type and protein to carbohydrate ratio for survival and ovarian activation of caged honeybees (*Apis mellifera scutellata*). *Apidologie*, 41(1): 62-72.

Raubenheimer D, Jones SA, 2006. Nutritional imbalance in an extreme generalist omnivore: tolerance and recovery through complementary food selection. *Anim. Behav.*, 71(6): 1253-1262.

Rho MS, Lee KP, 2016. Balanced intake of protein and carbohydrate maximizes lifetime reproductive success in the mealworm beetle, *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). *J. Insect. Physiol.*, 91-92: 93-99.

Schroeder LA, 1986. Protein limitation of a tree leaf feeding lepidopteran. *Entomol. Exp. Appl.*, 41(2): 115-120.

Stefan BE, 2008. Amino acid transport across mammalian intestinal and renal epithelia. *Physiol. Rev.*, 88(1): 249-286.

Wang CL, Scharf ME, Bennett GW, 2004. Behavioral and physiological resistance of the German cockroach to gel baits (Blattodea: Blattellidae). *J. Econ. Entomol.*, 97(6): 2067-2072.

Wang GH, Zhang BY, Wang CL, Wang DS, 2018. Efficacy of different cockroach baits against the German and American cockroach, and resistance of the German cockroach to fipronil. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 55(5): 919-926. [王国红, 张碧尧, 王常禄, 王德森, 2018. 杀蟑胶饵室内药效及德国小蠊对氟虫腈抗药性研究. 应用昆虫学报, 55(5): 919-926]

Wier AT, Boethel DJ, 1995. Feeding, growth, and survival of soybean looper (Lepidoptera, Noctuidae) in response to nitrogen fertilization of nonnodulating soybean. *Environ. Entomol.*, 24(2): 326-331.

Wu KJ, Gong PY, Li XZ, 1988. The intake and utilization of dietary nitrogen by the cotton bollworm *Heliothis armigera* (Hübner). *Acta Entomol. Sin.*, 31(1): 1-7. [吴坤君, 龚佩瑜, 李秀珍, 1988. 棉铃虫对氮的消耗和利用. 昆虫学报, 31(1): 1-7]

Yao LL, Yang HH, Zhang JY, Huang LQ, 2015. RNA interference of pyridoxal kinase gene decreases the expression of aminotransferase gene in the silkworm, *Bombyx mori*. *Acta Entomol. Sin.*, 58(12): 1273-1277. [姚丽丽, 杨欢欢, 张剑韵, 黄龙全, 2015. 家蚕吡哆醛激酶基因干扰降低转氨酶基因的转录表达. 昆虫学报, 58(12): 1273-1277]

Zhou MH, 2015. Chemical control of cockroaches and living example on effect evaluation. *Chin. J. Hyg. Insectic. Equip.*, 21(3): 217-222. [周明浩, 2015. 蟑螂的化学防治和效果评估实例. 中华卫生杀虫药械, 21(3): 217-222]

Zhu M, Meng L, Li BP, 2015. Effects of elevated CO_2 and nitrogen-fixing bacteria on food utilization efficiency in *Prodenia litura* Fabricius (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Ecol. Sin.*, 35(2): 333-339. [朱敏, 孟玲, 李保平, 2015. 高 CO_2 浓度和固氮菌对斜纹夜蛾幼虫食物利用效率的影响. 生态学报, 35(2): 333-339]

（责任编辑：赵利辉）